

Des plantes tropicales qui forment des mares : les broméliacées-citerne

Un écosystème aquatique miniature capital pour la biodiversité

Les plantes qui présentent des structures anatomiques permettant de retenir de l'eau en permanence sont assez répandues en milieu tropical. Si beaucoup sont maintenant cultivées pour être vendues en jardinerie, faisant le bonheur des amateurs, elles forment en milieu naturel des écosystèmes aquatiques encore très peu étudiés et renferment une biodiversité que l'on est loin d'avoir recensée. En Amérique centrale et du Sud, les broméliacées-citerne, qui représentent les plus nombreuses et les plus diversifiées de ces « plantes-mares », permettent à des organismes très variés d'accomplir leur cycle de vie.

Les broméliacées sont une famille de plantes à fleurs (angiospermes) comprenant près de 3 200 espèces. La plupart vivent dans les régions tropicales et subtropicales d'Amérique centrale et du Sud où elles se distribuent depuis les zones côtières jusqu'à plus de 4 000 mètres d'altitude dans la partie centrale de la Cordillère des Andes. La plus connue de ces plantes est l'ananas qui fut « découvert » par Christophe Colomb lors de son second voyage, en 1493. L'ananas a été la première broméliacée cultivée sous serre, dès le XVII^e siècle en Hollande, et demeure un fruit exotique hautement apprécié dans le monde entier. Avec le développement de l'horticulture, de nombreuses broméliacées sont actuellement vendues dans les jardinerie comme plantes or-

nementales, le plus souvent sous leurs noms de genre *Bromelia*, *Guzmania*, *Tillandsia* ou encore *Vriesea*. Robustes, faciles à cultiver du fait de leur multiplication végétative par rejets, et présentant une floraison souvent spectaculaire, les broméliacées sont à la mode, comme l'avait prédit il y a vingt ans le botaniste américain David Benzing, spécialiste mondial de cette famille.

En milieu naturel, beaucoup de broméliacées vivent en épiphytes, ce qui permet à cette importante famille de monocotylédones d'occuper tous les étages de la forêt tropicale, depuis le sol jusqu'aux plus hauts arbres de la canopée. Les broméliacées constituent ainsi les plantes épiphytes les plus communes des forêts chaudes néotropicales.

Jean-François
CARRIAS*,
Céline
LEROY**, Régis
CÉRÉGHINO***,
Anne-
Catherine
LEHOURS*,
Laurent
PÉLOZUELO***,
Alain
DEJEAN**
et Bruno
CORBARA*

* Université

Blaise Pascal,

Clermont-Ferrand

** Ecologie des Forêts
de Guyane, Kourou

*** Université Paul
Sabatier, Toulouse

Vriesea splendens, broméliacée-citerne qui peut vivre à la fois au sol ou sur un arbre support, est facilement reconnaissable à ses feuilles vertes foncées et zébrées transversalement de pourpre et à ses fleurs jaunes entourées de bractées rouges.



Photos Jean-François Carrias

Les mots écrits en vert dans le texte renvoient au lexique page 50.



Catopsis berteroniana est une broméliacée-citerne épiphyte (ici sur *Clusia minor* dans un biotope de « savane-roche » sur l'ins^{el}berg des Nouragues en Guyane française). Elle présente la particularité d'attirer les insectes qui glissent alors sur une cire blanche sécrétée à l'intérieur des feuilles et qui se noient dans le réservoir. Ne produisant pas d'enzymes digestifs, cette plante est considérée comme une proto-carnivore.

Les broméliacées-citerne ou comment une rosette de feuilles forme une mare

Beaucoup de représentants de la famille des broméliacées sont capables de retenir de l'eau et font ainsi partie des plantes-citerne ou plantes à phytotelme (cf encadré p. 23). C'est la forme et la disposition particulière de leurs feuilles qui permet la formation de cette petite mare. Longues, ap^étiolées et simples, larges et épaisses, et plus ou moins concaves, les feuilles ont une disposition alterne et sont rassemblées à leurs bases. La partie proximale du limbe étant plus large que la partie distale, il se forme ainsi des cornets qui s'emboîtent les uns dans les autres. Il en résulte un système en rosette dans lequel chaque feuille présente à son aisselle un petit réservoir d'eau, les feuilles les plus jeunes au milieu de la rosette formant un réservoir central. Selon l'espèce de broméliacée et l'âge de la plante, l'ensemble des réservoirs forme un phytotelme de volume très variable. Ainsi, en Guyane française, certaines *Pitcairnia* renferment seulement quelques millilitres d'eau, alors que l'une des espèces les plus grosses, *Aechmea aquilega*, peut en contenir jusqu'à 3 litres.

L'agencement en rosette et une base plus large des feuilles permettent de former des petits réservoirs d'eau, dont un réservoir central parfois important comme pour cet individu d'Aechmea aquilega.

Certaines *Brocchinia* géantes présentes sur les tépays, hauts plateaux du Venezuela, peuvent contenir jusqu'à 10 litres d'eau. Si le volume retenu varie selon la saison et le climat local, la morphologie des broméliacées-citerne leur permet de conserver de l'eau, même pendant les périodes les plus sèches, l'humidité ambiante liée à la très forte condensation nocturne assurant alors la pérennité de ces petites mares.

Pour les espèces qui combinent à la fois le caractère d'épiphyte et de phytotelme, la petite mare a une importance capitale pour la nutrition de la plante. En effet, les racines des épiphytes n'ont souvent qu'un rôle d'ancrage et ne permettent pas l'absorption des nutriments nécessaires à leur croissance. C'est à partir de la base des feuilles que des petits poils absorbants en forme d'ombrelle vont se charger de capter les nutriments présents dans l'eau du réservoir, notamment l'azote et le phosphore. Ces derniers résultent de la minéralisation des détritiques organiques (le plus souvent de la litière) par les microorganismes, mais peuvent aussi provenir de l'excrétion d'animaux aquatiques et du lessivage de l'eau de pluie sur les végétaux situés au-dessus de la plante-citerne. Enfin, certaines broméliacées-citerne sont insectivores, attirant les insectes qui le plus souvent vont glisser sur les feuilles et se noyer dans le réservoir. Cela permet à ces plantes d'occuper des milieux très pauvres en matière azotée, soit au niveau du sol, comme *Brocchinia reducta*, qui vit entre 1 800 m et 2 800 m d'altitude sur tout le plateau des Guyanes, soit en tant qu'épiphytes, comme *Caetopsis berteroniana*.



Photos Jean-François Carrias



*Les broméliacées-citerne croissent parfois directement sur la roche, comme ici sur le granite de la partie sommitale d'un inselberg en Guyane française. Formant un tapis au sol, les plus petites d'entre elles appartiennent à l'espèce *Pitcairnia geyskesii* et ne contiennent que quelques millilitres d'eau. Ces tapis sont clairsemés d'*Aechmea aquilega*, l'une des plus grosses espèces de broméliacées présente en Guyane, avec des individus pouvant contenir plus de 3 litres d'eau. Sur le pourtour de la rosette, les feuilles les plus âgées de ces deux plantes deviennent sèches et finissent par se détacher, formant ainsi un tapis de matière organique sur lequel, si le lessivage n'est pas trop important, d'autres plantes peuvent se développer.*

Une vie aquatique associée très diversifiée mais encore mal connue

Le premier inventaire de la faune aquatique des broméliacées-citerne a été réalisé au tout début du ^{xx} siècle, par Clodomiro Picado, célèbre scientifique costaricain. Publiés en 1913 dans le *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, les travaux de cet auteur recensent plus de 400 espèces d'animaux « bromélicoles » échantillon-

Les racines des broméliacées épiphytes n'ont qu'un rôle d'ancrage : elles ne parasitent pas la plante porteuse et sont le plus souvent incapables d'assimiler l'eau et les éléments nutritifs.



Les phytotelmes, des écosystèmes aquatiques miniatures variés

Les phytotelmes (du grec phyto : plante et telm : mare) sont des réservoirs d'eau de petit volume formés par des feuilles ou des fleurs de végétaux ou encore par des cavités naturelles au niveau des parties ligneuses d'arbres. Ces structures particulières, hébergeant de véritables écosystèmes aquatiques, sont d'une très grande diversité et se rencontrent sur tous les continents du globe. Leur abondance et leur diversité sont les plus élevées au niveau des forêts tropicales. Selon Roger Kitching, spécialiste australien de ces écosystèmes, les phytotelmes peuvent être regroupés en quatre classes principales :

(1) Les eaux collectées par des feuilles, bractées ou pétales de plantes, regroupant principalement des plantes monocotylédones tropicales ou sub-tropicales de petite taille, dont les broméliacées-citerne qui font l'objet de cet article.

(2) Les « plantes-pichets » qui sont des plantes insectivores possédant des feuilles ou des prolongements de feuilles imperméables recueillant l'eau. Elles forment un piège pour les insectes et autres animaux qui se noient et sont digérés par des enzymes produits par la plante. Les plus connues appartiennent à la famille des sarra-

céniacées (comprenant entre autres les sarra-cénies, genre *Sarracenia*) qui renferment une dizaine d'espèces distribuées sur une grande partie du Canada et sur toute la partie est des Etats-Unis, et à celle des népenthacées (un seul genre, *Nepenthes*) comprenant une centaine d'espèces, la plupart présentes en Asie tropicale (Indonésie, Malaisie, Philippines), dans le Queensland australien, et sur quelques îles de l'océan Indien, dont Madagascar.

(3) Les tiges des bambous sont composées de compartiments imperméables, ce qui facilite la formation de phytotelmes. Les entre-nœuds se remplissent d'eau suite à divers accidents, dont les plus courants sont les trous effectués par les insectes phytophages et les fentes produites par l'action de la chaleur. Ce type de phytotelme se retrouve plus particulièrement dans les régions tropicales en haute altitude.

(4) Les phytotelmes formés par les trous d'arbres sont des cavités ou dépressions à l'intérieur d'un arbre ou dessus, contenant de l'eau et des détritiques organiques. Ces habitats aquatiques sont ubiquistes dans les forêts tropicales, tempérées et boréales. Ils sont le résultat d'une déformation physique de l'arbre ou apparaissent suite à l'intervention d'un agent physique externe ou d'un animal (par exemple une ancienne cavité de nidification).

nés dans des broméliacées épiphytes de la province de Cartago, partie centrale du Costa Rica. Une poignée de naturalistes, précurseurs des travaux de Picado, étaient étonnés de voir en abondance des moustiques et des libellules en sous-bois de forêt tropicale alors qu'aucune mare terrestre n'était présente. Ceci les avait conduits à émettre l'hypothèse que les broméliacées-citerne étaient sans doute des sites de développement pour de nombreux animaux présentant un stade larvaire aquatique. En effet, les forêts tropicales sont peu propices à la formation d'écosystèmes aquatiques stagnants tels que les lacs et les mares classiques. La majorité de l'eau de pluie est immédiatement collectée par les racines des arbres et les sols contiennent peu d'humus, la matière organique étant rapidement minéralisée en raison du fort taux d'humidité de l'air et de la température élevée, deux facteurs très favorables à l'activité des bactéries et champignons. Dans ces environnements, les réservoirs d'eau de broméliacées peuvent donc être considérés comme un milieu aquatique de substitution pour toute une gamme d'animaux vivant normalement dans les mares terrestres.

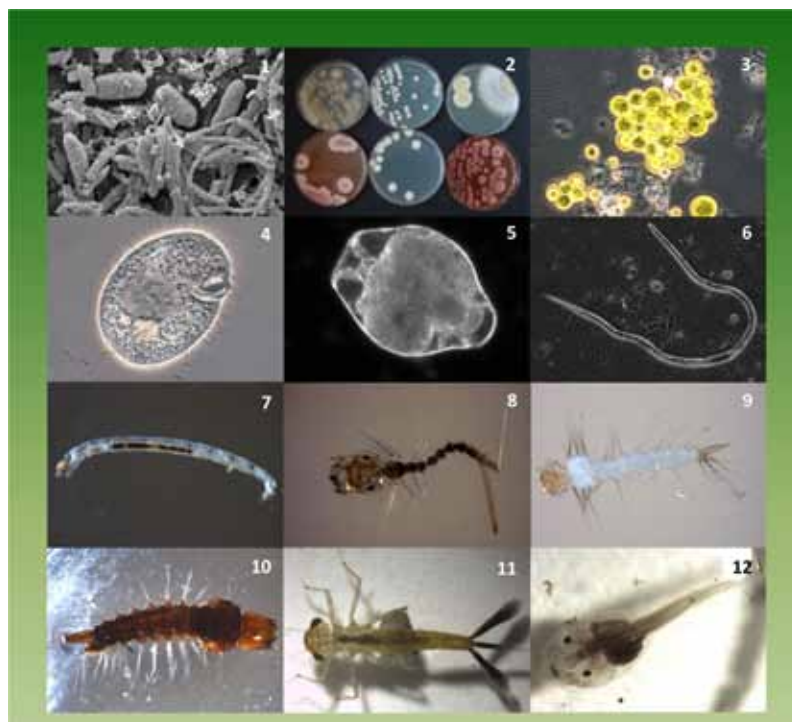
Avec l'apport des travaux de Picado et ceux plus récents de différents auteurs, on sait aujourd'hui que tous les groupes d'animaux habitant normalement les mares terrestres (amphibiens, larves et adultes d'insectes, crustacés, annélides, rotifères...) ont des représentants parmi la faune aquatique des broméliacées, plusieurs étant même exclusivement spécifiques

à ces dernières. La quasi-permanence de ces petites mares permet le développement d'animaux purement aquatiques dans des régions où l'absence de mares terrestres empêche normalement leur présence. Comme les broméliacées-citerne peuvent se situer à tous les étages de la forêt et en grands effectifs (des densités de plus de 10 000 individus par hectare ont été estimées dans la forêt de Luquillo à Puerto-Rico), on mesure alors davantage leur importance pour la biodiversité aquatique en forêt tropicale.

Depuis les travaux de Picado, de nombreux auteurs ont analysé les communautés d'invertébrés des broméliacées-citerne. Pour la plupart de ces expertises, l'objectif principal a été de vérifier si ces mares étaient favorables au développement des larves de moustiques (genres *Culex*, *Aedes* et *Anopheles*) potentiellement vecteurs de maladies tropicales infectieuses (paludisme, dengue, fièvre jaune). Ces études n'avaient donc pas pour but premier de mesurer la biodiversité associée et nos connaissances concernant ce sujet restent très limitées. De plus, faute de moyens, de techniques adéquates, et souvent d'intérêts et de spécialistes, certains groupes d'organismes n'ont pratiquement jamais été analysés. C'est par exemple le cas des petits crustacés, des nématodes, de nombreuses familles d'insectes et de tous les groupes de microorganismes (bactéries, protozoaires, algues et champignons microscopiques). C'est pour tenter de mieux connaître cette biodiversité que des études associant des spécialistes de

différentes disciplines (entomologie, hydrobiologie, botanique, microbiologie) et appartenant à trois laboratoires CNRS (Ecofog Kourou, Ecolab Toulouse et LMGE Clermont-Ferrand) sont actuellement en cours en Guyane française. Financées par le CNRS, la Fondation pour la recherche sur la biodiversité et le ministère de l'Outremer, le principal objectif de ces recherches est de préciser quel est le degré de biodiversité de chaque groupe fonctionnel d'organismes aquatiques (voir figure ci-contre) associés à différentes espèces de broméliacées dans différents biotopes, et de comprendre comment ces organismes interagissent entre eux mais aussi avec la plante.

Les premiers résultats ont permis de montrer qu'une seule espèce de broméliacée sur un seul site peut renfermer environ 30 espèces d'insectes et près de 300 souches de microorganismes cultivables (essentiellement bactéries et champignons microscopiques) dont beaucoup n'ont pas encore été décrits. Tous ces organismes ont un rôle bien précis et sont organisés en un réseau trophique complexe qui, comme une usine de transformation, dégrade et transforme la matière organique détritique tombée dans les réservoirs en éléments alors assimilables par la plante. Il s'instaure donc une véritable association **mutualiste** entre la plante-citerne et l'écosystème aquatique miniature qu'elle héberge.



Décomposeurs : bactéries (1) et champignons (2)
Producteurs primaires : algues (3)
Consommateurs de bactéries : protozoaires ciliés (4)
Consommateurs de matière organique et de microorganismes : rotifères (5) et nématodes (6)
Consommateurs de matière organique : larve de chironome (7)
Filtreurs omnivores : larve de moustique du genre *Culex* (8) et *Wyeomyia* (9)
Prédateurs : larve de moustique du genre *Toxorhynchites* (10) et larve d'odonate (11)
Larve d'amphibien (12) : consomme des œufs trophiques déposés par la femelle adulte

Des plantes aussi essentielles pour les animaux terrestres

Les broméliacées-citerne établissent de nombreuses interactions avec des animaux terrestres. Ces derniers peuvent être associés pour le meilleur ou pour le pire, mais d'une façon générale les broméliacées sont considérées comme des plantes assez peu consommées par des herbivores et peu parasitées. Les plus spectaculaires de ces relations sont celles qu'elles entretiennent avec les colibris ou « oiseaux-mouches » (famille des *Trochilidae*). Ces oiseaux de petite taille ont des besoins énergétiques énormes et leur régime est composé à 90 % du riche nectar des fleurs. En Guyane française, une trentaine d'espèces de colibris sont recensées, toutes consommatrices potentielles du nectar des broméliacées. La couleur rouge des fleurs est impliquée dans le mécanisme d'attraction (cf *Le Courrier de la Nature* n° 260 Spécial communication plantes-animaux), aboutissement d'une longue coévolution entre les deux partenaires. D'après des études récentes menées au Brésil, les relations entre les broméliacées et les colibris seraient peu spécifiques, plusieurs

espèces de cette famille pouvant se nourrir du nectar de plusieurs espèces de broméliacées. Celles-ci produisent du nectar en abondance et particulièrement riche en sucrose, composé très apprécié des colibris. La plante profite des nombreuses visites des oiseaux-mouches pour faire transférer son pollen vers une autre plante et ainsi assurer sa pollinisation. Les broméliacées sont considérées comme des plantes essentiellement **ornithophiles**, même si des chauves-souris, des papillons et des abeilles peuvent être impliqués dans la pollinisation de certaines espèces.

Le vent est un agent important de dispersion des graines, surtout dans des biotopes ouverts. Toutefois, pour beaucoup de broméliacées épiphytes formant des réservoirs, ce sont les oiseaux, les chauves-souris et parfois les fourmis qui assurent la dispersion des graines. À côté de ces partenaires particuliers, de très nombreux organismes terrestres utilisent ces plantes comme un site de nidification, un refuge, un affût pour chasser, ou simplement comme un lieu de ravitaillement en nourriture et en eau. À l'heure actuelle, il est impossible d'en

Aperçu de la diversité fonctionnelle des organismes aquatiques présents dans les broméliacées-citerne de Guyane.

1-4 : microorganismes,
5-11 : invertébrés,
12 : vertébrés.

L'ostéocéphale oophage (Osteocephalus oophagus, hylidés) est assez commun en Guyane. Les œufs, pondus dans plusieurs broméliacées d'un même site, donneront des têtards que la femelle viendra nourrir régulièrement en déposant des « œufs trophiques », d'où le nom d'oophage donné à l'espèce.

dresser une liste complète, car un grand nombre de ces visiteurs, notamment parmi les arthropodes, sont des espèces encore non décrites. On observe souvent des araignées, des blattes, des acariens, des fourmis, des criquets, des mille-pattes et des scorpions entre les feuilles des broméliacées-citerne. Les araignées, les fourmis et les blattes utilisent souvent les petits réservoirs asséchés des feuilles les plus âgées sur le pourtour de la rosette comme site de nidification. Certaines broméliacées ont même évolué de façon surprenante avec certaines fourmis au point de former une véritable *symbiose* (nous en parlerons de manière plus approfondie dans un prochain article du *Courrier de la Nature*). Cette abondance d'invertébrés attire des prédateurs, tels que les oiseaux mais aussi des mammifères. Présent dans les zones tropicales montagneuses au Costa-Rica, au Panama, en Colombie et en Equateur, l'anabate chamois (*Pseudocolaptes lawrencii*) est un petit passereau insectivore spécialisé dans la capture d'invertébrés des broméliacées-citerne. Ces dernières constituent aussi les sites d'alimentation les plus visités par les tamarins (primates de la famille des *Callitrichidae*), notamment par les tamarins-lions (genre *Leontopithecus*). Ce sont surtout les insectes et les autres invertébrés qui sont recherchés afin de compléter une alimentation plutôt à base de fruits.

C'est en saison sèche que les broméliacées-citerne prennent toute leur importance dans la forêt tropicale. Fournissant un abri et de l'eau pendant les périodes les plus critiques, elles évitent la déshydratation à une multitude d'arthropodes, mais aussi à de nombreuses espèces d'oiseaux, d'amphibiens et de mammifères arboricoles. Elles apparaissent alors indispensables au maintien de la faune en canopée, strate qui, bien que subissant les variations de température et d'humidité les plus contrastées et l'essentiel de l'action du vent, héberge une part très importante de la biodiversité continentale. Enfin, beaucoup d'herbivores se nourrissent des feuilles des broméliacées ou de la

Cette punaise de la famille des vélidés mesure seulement 2 mm de long et est adaptée pour se déplacer à la surface de l'eau des réservoirs de broméliacées où elle chasse des insectes terrestres tombés à l'eau ou des espèces à larves aquatiques en phase d'émergence.



Photos Jean-François Carrias



Dentrobates ventrimaculatus mesure moins de 2 cm de long et est adapté à vivre dans les broméliacées-citerne dans lesquelles il se reproduit et élève sa progéniture. Ses populations en Guyane sont très dépendantes de la présence de ces petites mares.

Photo Laurent Pelozuelo





Photos Jean-François Carrias

Cette femelle d'émeraude orvert (*Chlorostilbon mellisugus*) fait partie de la trentaine d'espèces de colibris présents en Guyane et impliqués dans la pollinisation de nombreuses plantes à fleurs, dont les broméliacées-citerne.



*Les bractées rouges et les fleurs jaunes de l'inflorescence d'*Aechmea mertensii*, broméliacée épiphyte qui se développe en lisière de forêt, sont visuellement très attractives pour les colibris.*

sève de celles-ci. Ce sont surtout des groupes d'insectes connus pour se nourrir sur un grand nombre de plantes, comme les chenilles de différents papillons, des chrysomèles, des criquets et sauterelles, des charançons, etc. Ainsi le papillon *Strymon ziba* (famille des lycaenidés) est-il connu comme un parasite spécialisé des broméliacées. Il occasionne régulièrement des dégâts importants dans les plantations d'ananas, sa chenille se nourrissant aux dépens des inflorescences (voir photo p. 27). De nombreux singes sont aussi consommateurs de ces dernières. Le plus emblématique des herbivores spécialisés sur les broméliacées est l'ours andin ou ours à lunettes (*Tremarctos ornatus*), le seul ursidé d'Amérique du Sud, qui est aussi l'espèce d'ours la plus menacée au monde. Comme cela a été confirmé récemment par des études de radiopistage, les feuilles de broméliacées-citerne terrestres et épiphytes constituent une part essentielle de son régime alimentaire, permettant à des populations de se maintenir en altitude pendant une grande partie de l'année.

Menaces et mesures de conservation

Les broméliacées-citerne sont souvent perçues comme des sites de développement de moustiques vecteurs de maladies infectieuses. Elles sont pour cette raison souvent détruites près des habitations, en ville et dans les champs cultivés. Cette réputation est contredite par de récentes études qui montrent par exemple que le vecteur de la dengue et de la fièvre jaune, le moustique *Aedes aegypti*, se développe beaucoup mieux dans les petites mares artificielles que dans les réservoirs des broméliacées-citerne dont l'acidité limite son développement.

La plus grande menace pour les broméliacées est bien évidemment la destruction de la forêt tropicale. Depuis l'arrivée des Européens en Amérique, l'Amazonie a perdu près de 20 % de sa surface naturelle et, selon le WWF, ce chiffre pourrait atteindre 55 % en 2030. On estime que, chaque jour, 15 300 hectares de forêt tropicale disparaissent en Amérique du Sud. Dans la plupart des biotopes d'altitude, les broméliacées forment plus de la moitié de la biomasse végétale et partout leur importance dans le fonctionnement de la forêt et le maintien de la biodiversité est avérée. Malheureusement, trop peu d'études sont disponibles pour juger de façon pertinente combien d'espèces sont

Le papillon *Strymon ziba* est connu pour pondre ses œufs (un œuf blanc est visible sur la photo) sur les inflorescences des broméliacées, les chenilles se nourrissant au détriment de leurs fleurs et fruits. Ici une femelle sur une inflorescence d'*Aechmea bracteata* (Quintana Roo, Mexique).



Photo Bruno Corbara

véritablement en danger de disparition. D'après des modèles théoriques, 150 espèces de broméliacées auraient déjà disparu et près d'une dizaine serait en cours d'extinction. Sur les 3 200 espèces répertoriées, 152 figurent sur la liste rouge de l'UICN (Union internationale pour la conservation de la nature) dont sept sont classées en danger critique d'extinction.

La solution de conservation la plus adaptée demeure la mise en place de réserves écologiques, publiques ou privées, et l'application stricte des lois de protection dans ces aires, notamment en ce qui concerne la déforestation et l'exploitation minière. En ce sens, de nombreux efforts ont été réalisés ces dernières années en Guyane française, mais ce n'est malheureusement pas le cas pour de nombreux pays d'Amé-

rique centrale et du Sud où la déforestation reste le problème majeur. La conservation des broméliacées dans les jardins botaniques est considérée comme largement insuffisante par les botanistes, notamment en raison d'une trop faible diversité génétique des souches cultivées. Les broméliacées-citerne sont moins spectaculaires que des espèces animales emblématiques comme le condor de Californie, l'aigle harpie ou l'ours à lunettes, ce qui limite fortement la possibilité de recherche de financement pour les protéger. Cependant, des efforts considérables doivent être fournis afin de mieux préserver ces plantes et, par cascade, une partie non négligeable de la biodiversité tropicale.

J.-F. C., C. L., R. C., A.-C. L.,
L. P., A. D. & B. C.

Bibliographie

Benzing D.H. 1990. Vascular epiphytes. Cambridge University Press, New York, 370 p.

Benzing D.H. 2000. Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation. Cambridge University Press, Cambridge, 690 p.

Brouard O., Lejeune A.-H., Leroy C., Céréghino R., Roux O., Pelozuelo L., Dejean A., Corbara B., Carrias J.-F. 2011. Are algae relevant to the detritus-based food web in tank-bromeliads? PLoS ONE, 6(5): e20129.

Carrias J.-F., Cussac M.-E., Corbara B. 2001. A preliminary study of freshwater protozoa in tank bromeliads. Journal of Tropical Ecology, 17: 611-617.

Jabiol J., Corbara B., Dejean A., Céréghino R. 2009. Structure of aquatic insect communities in tank-bromeliads in a East-Amazonian rainforest in French Guiana. Forest Ecology and

Management, 257: 351-360.

Kitching R.L. 2000. Food webs and container habitats: the natural history and ecology of phytotelmata. Cambridge University Press, Cambridge, 431p.

Leroy C., Céréghino R., Carrias J.-F., Pelozuelo L., Dejean A., Corbara B. 2010. Quelques aspects de la vie d'épiphytes vasculaires. Biofutur, 315: 38-41.

Paisley S., Garshelis D.L. 2006. Activity patterns and time budgets of Andean bears (*Tremarctos ornatus*) in the Apolobamba Range of Bolivia. Journal of Zoology, 268: 25-34.

Picado C. 1913. Les broméliacées épiphytes considérées comme milieu biologique. Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique, 47: 215-360.

Puig H. 2001. La forêt tropicale humide. Belin, Paris, 447p.